Tome 44, nº 15. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937

Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.

V. Die Solenobia-Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.[1]

von

J. SEILER
E.T.H. Zürich.

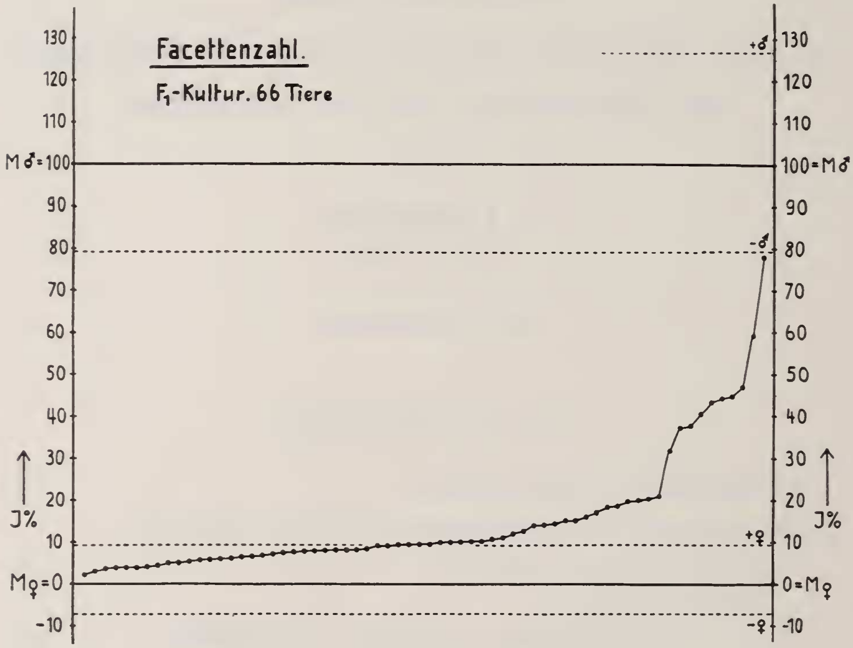
Mit 4 Abbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS.

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Julius Klaus-Stiftung, Zürich. Dem Kuratorium der Stiftung bin ich zu grossem Dank verpflichtet.

1. Die genetischen Voraussetzungen.

Aus der Kreuzung tetraploider, parthenogenetischer Weibchen von *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer diploiden, bisexuellen Rasse, von Nürnberg stammend, gehen in F_1 Intersexe hervor; in einer Geschwisterschaft können vom normalen Weibchen bis zum Männchen alle Zwischenstufen vorhanden sein (Seiler 1927, 29, 36). Die Abb. 1 veranschaulicht die Beschaffenheit einer solchen F_1-Ge-



Abbild. 1.

Darstellung einer F_1-Geschwisterschaft. Die Individuen nach steigendem Intersexualitätswert eines Merkmales, und zwar der Anzahl der Facetten geordnet. Der Mittelwert des tetraploid parthenogenetischen Weibchens (M ♀) als 0% Intersexualität, der des Männchens der bisexuellen Rasse (M ♂) als 100% Intersexualität angenommen. Die Variationsbreiten des Merkmales bei den reinen Geschlechtern durch ----- angegeben.

schwisterschaft. Die einzelnen Individuen, durch Punkte dargestellt, sind nach steigendem Intersexualitätsgrad eines Merkmales, nämlich der Zahl der Facetten des Auges, angeordnet. Setzt man den Mittelwert der Facettenzahl des parth. Weibchens (33,4 Facetten) = 0% Intersexualität und den Mittelwert der Facettenzahl des

bisexuellen Männchens (303,6 Facetten) = 100% Intersexualität, so kann man die Zahl der Facetten der F_1-Tiere in % der Intersexualität ausdrücken und in ein Koordinatensystem eintragen. Verbindet man die Intersexualitätswerte der Individuen mit einer Linie, so zeigt deren Verlauf die Verteilung der Intersexualitätsgrade innerhalb einer Geschwisterschaft. Die Unterlagen für diese Abbildung verdanke ich meinem Mitarbeiter H. Nüesch. Ein Vergleich mit analogen Darstellungen anderer Geschwisterschaften, die Keil analysierte (vergl. 1936, S. 345 ff.), zeigt, dass die Verteilung der Intersexualitätsgrade im Grossen und Ganzen in F_1 immer ungefähr so ist wie in dem vorliegenden Fall. Dieser ist besonders wertvoll deshalb, weil fast alle geschlüpften Räupchen (94,3%) bis zur Imago gebracht wurden. Das P-Weibchen dieser Geschwisterschaft entstammt derselben „Berlinerlinie", von der auch die von Ilse Keil analysierten Geschwisterschaften mütterlicherseits abstammen.

Wie der Kurvenlauf zeigt, fallen die meisten F_1-Tiere in den rein weiblichen oder den schwach intersexen Bereich, und der Verdacht entsteht, dass die äusserlich rein weiblich aussehenden Tiere gar keine F_1-Tiere sein könnten, dass sie vielmehr aus unbesamten Eiern, oder aus Eiern, in welchen die Kopulation zwischen den Vorkernen unterblieb, entstanden sein könnten. Vielleicht funktionieren, so wird man weiter denken, all die Einrichtungen, die mit der Besamung der Eier zu tun haben, bei diesen parthenogenetischen Tieren nicht mehr normal. Es wäre durchaus nicht verwunderlich, wenn es so wäre; denn die parthenogenetische Art der Vermehrung ist bei *triquetrella* sicher ein relativ alter Brauch.

Tatsächlich haben die parthenogenetischen Weibchen es insofern „verlernt", mit dem Spermavorrat hauszuhalten, als Polyspermie die Regel ist und ein Ei zumeist mit Dutzenden von Spermatozoen beschickt wird, während bei bisexuellen Schmetterlingen Polyspermie selten ist, und nur ein Spermatozoon, höchstens zwei oder drei ins Ei eindringen. Im übrigen aber steht heute fest, dass die begatteten parthenogenetischen Weibchen von *triquetrella* in der Regel nicht nur alle Eier besamen, sondern dass auch in allen Eiern eine Kopulation erfolgt.

Wie Keil (1936) zeigte, ist die Puppe des tetraploid parthenogenetischen Weibchens von *triquetrella* doppelt so gross wie die des bisexuellen Weibchens. Die Puppen der F_1-Tiere stehen in der

Grösse dazwischen. Doch sei zugegeben, dass die Grösse kein zuverlässiges Kriterium ist. Entscheidend ist die Feststellung Rose Beyers (vergl. dieses Heft der Revue), dass auch die äusserlich normal weiblich aussehenden Puppen an der Keimdrüse oder an ihren Ausführwegen, oder an beiden Organen unzweideutige intersexe Merkmale aufweisen. Zu analogen Feststellungen kam Nüesch (vergl. dieses Heft der Revue) bei seiner Untersuchung der Imagotiere.

Endlich zeigen auch die F_1-Tiere, die im Grossen und Ganzen reinen Weibchen gleichen, an ihrem Verhalten, dass wir es wirklich mit Bastarden zu tun haben. Sie strecken nach dem Schlüpfen aus der Puppe die Legeröhre vor, wie bisexuelle Weibchen es tun. Alle von mir untersuchten parthenogenetischen Linien der tetra-



Abbild. 2.

F_1-Weibchen, die Legeröhre vorstreckend. Das Tier ist äusserlich, abgesehen von etwas verlängerten Flügelstummeln, noch rein weiblich. Vergr. 6 ×.



Abbild. 3.

Schwach intersexes F_1-Weibchen, die Legeröhre vorstreckend. Vergr. 6 ×.

ploiden Rasse begannen ausnahmslos sofort nach dem Schlüpfen mit der Eiablage, ohne vorher die Legeröhre ausgestreckt zu haben (vergl. Seiler 1923). Die Abb. 2 und 3 zeigen dieses Verhalten der F_1-Tiere. Das Tier der Abb. 2 zeigt eine Andeutung von Intersexualität: die Flügelstummeln sind etwas länger als beim normalen Weibchen. Das Tier der Abb. 3 ist schon deutlich intersex; denn es besitzt bereits ansehnliche Flügelsäckchen.

Entsprechendes kann festgestellt werden für die F_1-Tiere, die

im männlichen Bereich liegen. Fast ausnahmslos zeigen sie im einen oder anderen Organ intersexe Ausbildungen.

Als Regel, von der es Ausnahmen geben mag, gilt also, dass alle F_1-Tiere intersex sind.

* * *

Die Frage, warum in F_1 eine ganze Stufenreihe von Intersexualitätsgraden auftritt, ist noch ungelöst. Fest steht fürs erste nur noch, dass durch Temperaturfaktoren das F_1 Resultat verschoben werden kann (Seiler 1935). Bringt man Gelege unmittelbar nach der Eiablage für kurze Zeit in erhöhte Temperatur (34° C) oder in Kälte (4°-6° C), so wird das F_1 Resultat nach der männlichen Seite verschoben.

* * *

Warum treten in F_1 dieser Kreuzung aber überhaupt Intersexe auf? In der Beantwortung dieser Frage bin ich einen Schritt weiter gekommen.

Die intersexen F_1-Tiere sind, soviel wir vorerst wissen (vergl. Seiler 1935, S. 438), ausschliesslich triploid, wobei die Triploidie aus der Verschmelzung des diploiden Eikernes mit dem haploiden Samenkern resultiert. Goldschmidt verdanken wir die Erkenntnis, dass es bei der Geschlechtsbestimmung auf das Quantitätsverhältnis F : M ankommt. Goldschmidt verlegt für sein Objekt, also *Lymantria*, den F-Faktor ins Eiplasma oder ins Y-Chromosom, den M-Faktor ins X-Chromosom (vergl. z.B. Goldschmidt 1931*a*). Weiter aber rechnet Goldschmidt mit der Möglichkeit, dass die rein mütterliche Vererbung von F eine Besonderheit seines Objektes sein könnte.

Tatsachen, auf die ich gleich zurückkommen werde, sprechen dafür, dass bei *Solenobia* die F-Faktoren in den Autosomen übertragen werden. Die Geschlechtsfaktorenformeln der bisexuellen Rasse von *triquetrella* würden demnach lauten:

$$♀ = FFM \qquad ♂ = FFMM,$$

wobei 2 F > M, 2 M aber > 2 F ist. Dem Weibchen der tetraploid parthenogenetischen Rasse käme somit die Formel zu:

$$4\,F\,2\,M.$$

Bei der Kreuzung der tetraploid parthenogenetischen Rasse mit Nürnberger Männchen bringt der diploide Eikern also FFM, der haploide Samenkern FM, und die Formel der Triploiden würde lauten:

$$FFFMM.$$

Da das Quantitätsverhältnis F : M bei den Triploiden zwischen dem der reinen Geschlechter liegt, müssen in F_1 Intersexe auftreten, was ja tatsächlich auch geschieht.

Vielleicht aber liegt die Ursache dafür, dass in F_1 Intersexe auftreten, gar nicht in der triploiden Chromosomenkonstitution begründet, sondern darin, dass wir Spermatozoen in ein parthenogenetisches Ei einführten. Dieser Einwand ist berechtigt, ich kann ihn aber widerlegen:

Wenn Intersexe deshalb auftreten, weil wir ein parthogenetisches Ei besamten, so müssten auch Intersexe entstehen, wenn wir die Weibchen der diploid parthenogenetischen Rasse (vergl. SEILER 1936 *a*) mit denselben Nürnberger Männchen kreuzen, die wir zur Kreuzung mit den tetraploid parthogenetischen Weibchen benützten. Die Kreuzungsresultate mit der diploid parthenogenetischen Rasse von *triquetrella* liegen nun für F_1 und F_2 in allen denkbaren Kombinationen vor: weder in F_1 noch in F_2 traten Intersexe auf. Manche Kombinationen ergaben eine grössere Zahl von Gynandromorphen, aber zweifellose Intersexe fehlten auch in diesen Geschwisterschaften. In einer besonderen Arbeit wird im Einzelnen über diese Befunde berichtet werden [1].

Nun erhebt sich der weitere Einwand: Vielleicht sind die Eier der tetraploid parthenogenetischen Weibchen grösser, etwa doppelt so gross wie die der diploid parthenogenetischen Rasse.

Die Eigrösse von *Solenobia* schwankt, analog den Erfahrungen an anderen Schmetterlingen. Aus möglichst genauen Messungen, deren Resultate in der folgenden Tabelle 1 zusammengestellt sind, ging jedoch hervor, dass die diploid parthenogenetische Rasse im Mittel ebenso grosse Eier hat wie die tetraploid parthenogenetische.

---

[1] Meinem Assistenten, Dr. ULRICH danke ich für mannigfache Hilfe.

Es steht also wohl endgültig fest, dass es bei unseren Kreuzungen allein darauf ankommt, wie viele weibliche Chromosomensätze wir dem einen männlichen Satz gegenüberstellen:

1 weiblicher Satz + 1 männlicher Satz ergibt die reinen Geschlechter; 2 weibliche Sätze + 1 männlicher Satz ergibt Intersexe.

Damit dürften die oben gegebenen Geschlechtsfaktorenformulierungen fundiert sein. Es braucht kaum besonders betont zu werden, dass das Ergebnis, zu dem wir kommen, mit den Grundvorstellungen GOLDSCHMIDTS über Geschlechtsvererbung übereinstimmt.

TABELLE 1.

Eigrösse der tetraploid und diploid parthenogenetischen Rassen von Sol. triquetrella.

Rasse	Gelege N°	Zahl der Eier	Mittlere Länge $\frac{mm}{100}$	Mittlere Breite $\frac{mm}{100}$	Volumen mm^3
Tetraploid	1	113	55,43 ± 0,24	35,85 ± 0,12	0,0373
»	2	68	56,06 ± 0,47	34,93 ± 0,12	358
»	3	87	56,83 ± 0,24	35,66 ± 0,12	378
»	4	94	55,44 ± 0,22	35,53 ± 0,14	366
Diploid	1	65	51,06 ± 0,25	34,22 ± 0,12	312
»	2	67	56,48 ± 0,30	36,30 ± 0,15	389
»	3	70	52,19 ± 0,26	35,03 ± 0,15	335
»	4	81	55,23 ± 0,30	36,58 ± 0,17	386

2. DAS PHÄNOMEN DER INTERSEXUALITÄT UND SEINE DEUTUNGEN.

a) *Der Bau der Intersexe.*

Die Intersexe sind Mosaiktiere. In ein und demselben Tier können vereinigt sein: rein weibliche, rein männliche und intersexe Organe. Weiter können nicht voll ausdifferenzierte Organe vor-

handen sein, und endlich solche, die eine abnormale Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben. Ein bestimmtes Tier zeigt aber nach GOLDSCHMIDT nicht beliebige Kombinationen zwischen diesen verschiedenen Organtypen; es bestehen vielmehr feste Korrelationen, die an dem folgenden, in Tabelle 2 dargestellten Beispiel illustriert werden sollen. Es bezieht sich auf *Lymantria*, und zwar auf die Umwandlung vom Weibchen zum Männchen (= weibliche Intersexualität). Bei männlicher Intersexualität bestehen nach GOLDSCHMIDT analoge Korrelationen.

TABELLE 2.

Korrelationen zwischen Gonade, Antenne und Kopulationsapparat bei weiblicher Intersexualität
(nach GOLDSCHMIDT, 1931*a*, S. 22).

Organ	Beginnende Intersexualität	Schwache Intersexualität	Mittlere Intersexualität	Starke Intersexualität	Höchstgradige Intersexualität
Gonade	Reifes Ovar	Fast reifes Ovar	Unreifes Ovar, degenerierte Eiröhren	Jugendliches Ovar, Eiröhrenende in Umwandlung	Alle Stufen zwischen jungem Ovar und Hoden
Antenne	Beginn der Fiederverlängerung	Fiedern $^1/_3$ männliche Länge	Fiedern $^2/_3$ männliche Länge	Fast männlich	Männlich
Kopulations-Apparat	Weiblich	Unvollkommen weiblich	Unvollkommen weiblich, Beginn des Segmentringes. Labien mehr oder weniger uncusartig	Bildung des Segmentringes. Valvenartige Bildungen. Teils gespaltener Uncus	Weitere Serien männlicher Entwicklungsstadien von Herolds Organ. Uncus und Segmentring

b) *Die Deutungen.*

α) GOLDSCHMIDTS Deutung; sein Zeitgesetz.

„Ein Intersex ist ein Individuum, das seine Entwicklung mit dem gametischen

Geschlecht ($XX = ♂$, $XY = ♀$) beginnt, sie aber von einem bestimmten Moment ab, dem Drehpunkt, mit dem entgegengesetzten Geschlecht vollendet. Organe und Organteile, die sich vor dem Drehpunkt differenzieren, zeigen das ursprüngliche Geschlecht, falls sie nicht noch nach dem Drehpunkt imstande sind, sich umzudifferenzieren. Was sich nach dem Drehpunkt differenziert, zeigt das neue Geschlecht. Da nach dem Drehpunkt für neu entstehende Organe des anderen Geschlechtes nicht mehr genügend Entwicklungszeit zur Verfügung bleibt . . . , so kann von solchen Organen sich nur ein Entwicklungsstadium noch ausbilden" (GOLDSCHMIDT 1931 *a*, S. 19). Die Reihenfolge, in der die einzelnen Organe oder Organteile in der intersexuellen Reihe die Charaktere des anderen Geschlechtes annehmen, ist also genau die Umkehrung der Reihenfolge, in der sich die Organe entwicklungsgeschichtlich differenzieren (GOLDSCHMIDT 1927, S. 22). Das ist GOLDSCHMIDTS Zeitgesetz, das suggestiv wirkt durch seine Einfachheit.

Bei seiner Beweisführung benützt GOLDSCHMIDT also die Differenzierungszeiten. Nicht auf diese, sondern auf die Determinationszeiten wird es aber ankommen. Über die Organdeterminierung ist jedoch bei Schmetterlingen so viel wie nichts bekannt. GOLDSCHMIDT macht kurz auf diese Schwierigkeit aufmerksam (1931, S. 21), und indem er mit den Differenzierungszeiten rechnet, trifft er stillschweigend die Annahme, dass die Reihenfolge der Differenzierungen der Reihenfolge der Determinierungen entspricht.

Vorgreifend sei darauf hingewiesen, dass BALTZER (1937*a*, S. 12-14) prüfte, ob die Erfahrungen der Entwicklungsmechanik zu Gunsten einer solchen Annahme sprechen. BALTZER verneint das.

β) KOSMINSKYS Deutung.

GOLDSCHMIDTS Objekt, *Lymantria*, ist auch von anderer Seite untersucht worden. KOSMINSKY (1936) führte mit Mitarbeitern eine Analyse der Mosaiks männlicher Intersexe durch, und zwar mit Methoden, wie wir sie auch für die Untersuchung der intersexen Solenobien anwendeten (vergl. KEIL 1935, 1936). KOSMINSKY fasst die Ergebnisse, die uns hier interessieren, wie folgt zusammen (1935, S. 309-310):

„Um die beobachteten Tatsachen mit der Theorie des „Zeitgesetzes der Intersexualität“ in Einklang zu bringen, muss eine Reihe von Berichtigungen gemacht werden: 1) früher Beginn des Drehpunktes, 2) kurze Zeitspanne zwischen dem Drehpunkt bei schwachen und demselben bei starken Intersexen, 3) ungefähr gleichzeitiger Beginn des Determinationsmomentes in allen Organen, 4) Fehlen einer Koordination zwischen den Determinations- und Differenzierungsmomenten verschiedener Organe; oder verschiedenartiger Beginn des Drehpunktes in verschiedenen Organen.

Bei Annahme dieser Berichtigungen können alle von uns beobachteten Erscheinungen der GOLDSCHMIDT'schen Theorie angepasst werden; doch verliert diese Theorie in solchem Falle vollständig den Boden der Tatsachen.

Einzig unbestreitbar und fest steht die anfängliche Entwicklung jedes intersexuellen Individuums in Richtung des durch die Zahl der X-Chromosomen bestimmten Geschlechtes.

Die Untersuchung der Entwicklung von Organen mit intermediärem Bau bei Intersexen bestätigt nicht den GOLDSCHMIDT-schen Satz, dass die Entwicklung erst in der Richtung des einen und dann des anderen Geschlechtes geht; wir beobachten von Anfang an eine intermediäre Entwicklung.“

Ein Urteil darüber, wie weit diese Feststellungen durch Tatsachen belegt sind, habe ich nicht, da KOSMINSKYS Arbeiten in russischer Sprache veröffentlicht sind, die deutsch geschriebene Zusammenfassung (1936) zu knapp ist und ich eine Übersetzung der Originalarbeiten (1935, 1936) noch nicht habe.

γ) BALTZERS Deutung.

BALTZER kam bei seinem Versuch, die Organisation seiner intersexen Bonellien zu erklären, als erster auf den Gedanken des Zeitgesetzes (vergl. darüber GOLDSCHMIDT 1931*a*, S. 21). Später jedoch hat BALTZER diese Idee wieder aufgegeben, weil sie die an *Bonellia* festgestellten Tatsachen nicht zu erklären vermag, und heute bietet er in einer soeben erschienenen Arbeit (1937*a*) eine neue entwicklungsphysiologische Deutung des Phänomens der Intersexualität. Da BALTZER in diesem Heft der Revue seine Deutung unter Einbeziehung der an *Solenobia* ermittelten Tatsachen auseinandersetzt, mag es genügen, wenn ich seinen Erklärungsversuch kurz skizziere und auf seine eigene Darstellung verweise:

Bei den Intersexen wirken die Geschlechtsfaktoren nicht zeitlich gestaffelt, wie GOLDSCHMIDT annimmt; sie wirken vielmehr gleichzeitig. Die Entwicklung intersexueller Organe muss also von Anfang an intersexuell verlaufen und das tut sie auch tatsächlich bei *Bonellia* und nach KOSMINSKY auch bei *Lymantria*. „Infolge der gegenseitigen Abschwächung der beiden Geschlechtsfaktoren kommt es zu einer abgeschwächten Geschlechtsdeterminierung, und damit zu einer unvollständigen Entwicklungsleistung" (1937 *a*, S. 40). Das Vorhandensein von Organen, die ihre Entwicklung nicht zu Ende führten, ist somit verständlich. Die Gen-Gleichzeitigkeit kann weiter das bei Intersexen häufig beobachtete Nebeneinander weiblicher und männlicher Organe im selben Tier erklären. Endlich ist die grosse Regellosigkeit in der Zusammensetzung des intersexuellen Mosaiks bei Annahme gleichzeitig wirkender konträrer Geschlechtsfaktoren leichter zu erklären als nach dem Zeitgesetz, um so mehr, wenn auch die Möglichkeit einer abgestuften Empfindlichkeit der Entwicklung gegenüber herabgesetzter Determination einbezogen wird" (1937 *a*, S. 40).

Soviel über BALTZERS Erklärungsversuch. Der Leser wird nun δ) SEILERS Deutung erwarten. Ich beeile mich deshalb, dieses Kapitel beschliessend, zu sagen, dass ich mit Elementen der vorgetragenen Deutungsversuche auskommen werde.

3. DIE ANALYSE DER SOLENOBIA-INTERSEXE.

a) *Material und Methoden.*

D a s M a t e r i a l zu unserer Analyse sammelte ich in den Jahren 1924-1930. Dass es gross sein müsste, war von Anfang an klar; denn bereits die ersten Voruntersuchungen ergaben, dass der Bau der *Solenobia*-Intersexe eher komplizierter ist als der der anderen Intersexe (vergl. SEILER 1927). Ein grosses Material an Intersexen aller Grade zu bekommen, ist schwer. Die höheren J-Grade treten nur vereinzelt auf (vergl. Abb. 1); ausserdem hat *Solenobia* nur eine Generation im Jahr, und endlich ist die Zucht mühselig.

Die Räupchen sind anfangs mit Algen, wie sie an alten Lattenzäunen oder an Baumrinde wachsen, zu füttern. Ich baue deshalb in die Zuchtgläser mit Algen bewachsene „Lattenzäune" ein

(Abb. 4). Zur Regulierung der Luftfeuchtigkeit wird auf den Boden des Zuchtglases eine Gipsplatte eingelegt. Diese muss überdeckt werden mit Erde, damit die Raupen das Material zum Bau ihrer Säcke zur Verfügung haben. Am besten eignet sich reiner Lös, untermischt mit feinem Quarzsand und fein gesiebtem und sterilisiertem Torfmull. Von der mittleren Raupenzeit ab können



ABBILD. 4.
Zuchtglas; ca. $^1/_2$ der natürlichen Grösse.

die Tiere mit angewelkten Blättern (z. B. Bärenklau, *Heracleum Sphondylium*) gefüttert werden. Die Raupen überwintern in erwachsenem Zustand. Zucht und Überwinterung muss im Freien erfolgen.

Das bis jetzt untersuchte F_1-Material (SEILER 1929; KEIL 1935, 1936; BEYER und NÜESCH, dieses Heft der Revue) stammt mütterlicherseits fast ausschliesslich von ein und derselben reinen Linie, der „Berlinerlinie". Die P-Männchen stammen aus der freien Natur vom Nürnberger Fundplatz.

Die Untersuchungsmethoden. Das sexuelle Mosaik wird für jedes einzelne Tier genau festgelegt und der Intersexualitätsgrad jedes Merkmales, wenn immer möglich, in

Zahlenwerten ausgedrückt. Aus dem Vergleich der Mosaiks muss sich dann ergeben, ob die Organe in einer bestimmten Reihenfolge intersex werden, und ob diese eine Umkehrung der Reihenfolge ist, in welcher die Organe differenziert werden oder ob das nicht der Fall ist, aber andere Gesetzmässigkeiten gelten. Besonderes Interesse verdienen solche Organe, die ein kompliziertes Muster haben, von dem man annehmen darf, dass die einzelnen Elemente in zeitlich verschiedenen Etappen determiniert werden. Die Untersuchung wird sich weiter nicht nur auf ein Entwicklungsstadium, etwa das imaginale, erstrecken dürfen; es wird vielmehr das Mosaik möglichst verschiedener Entwicklungsstadien zu analysieren und zu vergleichen sein. Und endlich ist danach zu trachten, die Mosaiks zweier verschiedener Entwicklungsstadien ein und desselben Tieres zu einander in Beziehung zu setzen. Diese Möglichkeit besteht bei *Solenobia.* Ich komme auf sie zurück.

b) *Ergebnisse.*

Da unsere Ergebnisse erst zum kleineren Teil mitgeteilt sind, dürfte es geboten sein, mit einer zusammenfassenden Bewertung abzuwarten, bis wenigstens die Arbeiten BEYER und NÜESCH vollständig abgeschlossen sind. Überblickt man die bereits vorliegenden Deutungsversuche, so ist auch zu erkennen, dass nichts dringender ist, als neue, eingehende Analysen des intersexen Mosaiks; denn noch nicht einmal über die Grundphänomene der intersexen Entwicklung besteht Einigkeit. Vielleicht genügen aber die heute über die intersexen Solenobien mitgeteilten Befunde, um wenigstens auf einige Grundfragen eine Antwort zu geben. Diese lauten:

1) Erfolgt die sexuelle Entwicklung erst unter der Kontrolle des einen Geschlechtsfaktors, dann nach dem Drehpunkt unter der des konträren ? (These GOLDSCHMIDT; darunter soll im folgenden nichts anderes verstanden werden, als das, was im vorstehenden Satz ausgesagt ist.)

2) Oder haben wir erst Entwicklung mit dem gametischen Geschlecht, dann intermediäre Entwicklung ? (These KOSMINSKY).

3) Oder erfolgt die Entwicklung bei den Intersexen von Anfang an unter der Kontrolle beider Geschlechtsfaktoren ? (These BALTZER).

Die Thesen 1 und 2 rechnen mit einem Drehpunkt. Die These 3 tut es nicht. Z u n ä c h s t i s t a l s o d i e F r a g e z u e n t s c h e i d e n , o b d i e E x i s t e n z e i n e s D r e h - p u n k t e s d e m o n s t r i e r t w e r d e n k a n n . So viel uns bis heute bekannt ist, gibt es bei *Solenobia* nur ein Organ, an dem man darüber Positives aussagen kann. Es ist die Keimdrüse.

Wie ich früher schilderte (1929), ist in allen Keimfächern, die Samen- und Eizellen zugleich einschliessen, das Keimmaterial so geordnet, dass den Eiröhrenstielen das Eimaterial ansitzt und am blinden Ende der Keimfächer die Spermatogenese abläuft (vergl. z.B. Abb. 10 u. 11, S. 553, 1929). Da gegen den Ausführgang zu die ältesten Keimzellen liegen, am blinden Ende der Keimfächer die jüngsten, so schloss ich damals, und schliesse auch heute noch, dass die Entwicklung der Keimdrüse bei unseren Intersexen weiblich beginnt und nach dem Drehpunkt in männlicher Richtung zu Ende geführt wird; nach der Terminologie GOLDSCHMIDTS haben wir es also bei *Solenobia* mit weiblicher Intersexualität zu tun.

Nun fragt es sich aber, ob die geschilderten Verhältnisse in den gemischten Keimfächern nur e i n e Deutung zulassen. Da man an den Keimdrüsen der reinen Geschlechter jedenfalls bis in den ersten Puppenstadien am Kernbild und anderen Merkmalen ohne weiteres demonstrieren kann, dass das Alter der Keimzellen zunimmt, je mehr wir uns vom blinden Ende der Keimfächer den Ausführgängen nähern, und bei den gemischten Fächern der Intersexe jedenfalls mit Sicherheit in der Anordnung der Samenzellen dieselbe Gesetzlichkeit zu erkennen ist, scheint eine andere Deutung als die gegebene ausgeschlossen und damit ein Grundelement der GOLDSCHMIDT'schen These, wenigstens für ein Organ, gesichert zu sein.

Gerade GOLDSCHMIDT aber war es, der eine Vermutung zur Diskussion stellte, die gegen den Drehpunkt ins Feld geführt werden kann. „Die Geschlechtschromosomen bestimmen", so lautet GOLDSCHMIDTS Idee, „das Geschlecht des Somas einschliesslich der Gonaden ohne Keimzellen. Die Gonade ihrerseits bestimmt erst den Inhalt" (1931 *b*, S. 619). „Die Gonadenkaspel ist das Gewebe, das die Fähigkeit zur Morphogenese in männlicher Richtung besitzt, der Eiröhrenstiel das entsprechende Gewebe für weibliche Differenzierung. Je nach der F:M Situation beherrscht

das eine oder andere die Entwicklung, und diese Beherrschung kann kaum anders vorgestellt werden als durch eine Fernwirkung innerhalb des ganzen Organs, d. h. durch Produktion embryonaler Hormone oder wie wir es sonst nennen wollen. Die Geschlechtszellen aber, richtiger die Gonien, werden unabhängig von ihrer eigenen chromosomalen Beschaffenheit durch diese Embryonalhormone in der einen oder anderen Richtung sexuell determiniert. Kapselwirkung macht die Gonien männlich, Stielwirkung macht sie weiblich" (S. 646-647).

Baltzer benützt diese Vermutungen und stellt zur Deutung der geschilderten topographischen Verhältnisse innerhalb der gemischten Fächer die folgende Alternative: Der Umschlag kann rein zeitlich erfolgen; dann müssen diese Gonaden zuerst Geschlechtszellen in der einen Richtung und erst nachher in der anderen Richtung entwickeln. — Das Prinzip der Faktorengleichzeitigkeit könnte nach meiner Meinung (Seiler) in einem solchen Falle des zeitlichen Umschlages nicht angewendet werden. — Wenn aber der Umschlag, so folgert Baltzer weiter, durch Induktionsbezirke rein örtlich (oder örtlich und zeitlich) bedingt wird, so müssen bestimmte Gonadenbezirke ihren festen Geschlechtscharakter haben. Goldschmidt ist in seiner letzten Arbeit (1931) für die Gonade zu dieser Anschauung übergegangen. Er nimmt an, dass die Kapsel der Gonade als männlicher, der Ausführungsbereich als weiblicher Induktor wirkt (Baltzer, dieses Heft der Revue). Dem Zeitgesetz wird in diesem Fall eine ganz wesentliche Grundlage entzogen.

Die Alternative kann an *Solenobia* entschieden werden. Ich habe in meiner Analyse der Keimdrüsen der Intersexe (1929) ausdrücklich darauf hingewiesen, dass über normalen Eiröhrenstielen reine Hodenfächer vorhanden sein können. Viele mikrophotographische Abbildungen jener Arbeit demonstrieren diese Tatsache. Also kann der Eiröhrenstiel nicht als weiblicher Induktor wirken. Man könnte aber einwenden: Vielleicht ist es nur eine bestimmte Entwicklungsphase, während welcher diese Induktorwirkung erfolgen kann, und die Keimzellen waren während dieser Phase nicht reaktionsbereit. Darauf ist folgendes zu antworten: Wie aus der Arbeit Lautenschlager (1932) über die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse von *Solenobia triquetrella* hervorgeht, wird mit dem Zusammenrücken der Urkeimzellen auch die bindegewebige Hülle um das Ovar gebildet, und gleich-

zeitig entsteht ventral am Ovar ein Zellpfropf, welcher das Material abgibt für die Eiröhrenstiele. Diese sind schon lange differenziert, bevor über das Geschlecht der Keimzellen, die über dem Eiröhrenstiel liegen, endgültig entschieden wird. Lange vor diesem Moment sind auch die Keimfächer schon abgegrenzt. Also fällt der Einwand, dass der Eiröhrenstiel zur Zeit seiner Aktionsbereitschaft kein Material zur Verfügung gehabt hätte, an dem die Induktorwirkung hätte angreifen können; noch weniger kommt in Frage, dass zu dieser Zeit überhaupt noch kein Keimmaterial vorhanden gewesen sein könnte; denn erst sind Keimzellen da, und nachher werden die Eiröhrenstiele gebildet.

Oder wäre denkbar, dass in den reinen Hodenfächern, welche auf normalen Eiröhrenstielen stehen, wohl eine Induktorwirkung vom Eiröhrenstiel ausgegangen ist und Eizellen gebildet wurden, diese aber dann wieder aufgelöst, etwa phagozytiert worden wären ? Die Erfahrungen, die wir über die Verhältnisse in den intersexen Keimdrüsen gesammelt haben, sind nicht klein; alles in allem sind die Keimdrüsen von ungefähr 500 F_1-Tieren verschiedenen Alters und Intersexualitätsgrades geschnitten und analysiert worden, und es kann mit Sicherheit festgestellt werden, dass jedenfalls bis zum Vorpuppenstadium keinerlei Keimmaterial rückgebildet wird. Auf diese wichtige Frage komme ich zurück.

Mehr nebenbei sei endlich die Tatsache erwähnt, dass bei Intersexen gelegentlich weibliche oder männliche Keimzellengruppen, oder weibliche und männliche frei in der Leibeshöhle flottieren (vergl. 1929, Abb. 32), und, ohne dass sie in Zusammenhang stehen, weder mit Eiröhrenstielen noch Keimdrüsenkapsel, normal geschlechtlich determiniert sind und die Entwicklung auch zu Ende führen. Freilich wäre denkbar, dass ein Zusammenhang zur Zeit der Determination bestanden haben könnte. Ich habe aber keine Anhaltspunkte dafür, dass das der Fall war.

Die mitgeteilten Tatsachen sprechen also strikte gegen die Induktorhypothese, und die Existenz eines Drehpunktes darf an den gemischten Fächern der F_1-Keimdrüsen von *Solenobia* als bewiesen angesehen werden.

Dass das, was an den gemischten Fächern direkt demonstriert werden kann, auch für die ganze Keimdrüse gilt, wird kaum in Zweifel gezogen werden. Anders aber steht es mit der Frage, ob

für die Gesamtentwicklung der Intersexe ein Drehpunkt (oder Drehpunkte) angenommen werden darf. Da wird man Beweise zu fordern haben. An *Solenobia* ist es uns, wie bereits gesagt, bis heute nicht geglückt, für irgend ein anderes Organ, als die Keimdrüse, einen solchen Beweis zu erbringen. Bei *Lymantria* scheint noch am ehesten die Umwandlung der paarigen Labien in den unpaaren Uncus für die Existenz eines Drehpunktes zu sprechen. Bei starken weiblichen Intersexen ist die Labien-Uncusbildung basal unpaar, distal paarig (vergl. GOLDSCHMIDT 1931 *a*, S. 52, Abb. 30-32). Den paarigen Teil deutet GOLDSCHMIDT als Ansatz zur Labienbildung; nach dem Drehpunkt entsteht ein unpaares Organ, der Uncus. Bewiesen wäre diese Deutung aber erst, wenn gezeigt würde, dass das Wachstum dieser Labien-Uncusbildung ein basales ist, so wie GOLDSCHMIDT annimmt und wenn die Deutung des paarigen Teiles als Ansatz zur Labienbildung und die des unpaaren Teiles als Uncusbildung dadurch gesichert werden könnte, dass am paarigen Teil typische Labienstrukturen und am unpaaren Teil typische Uncusstrukturen nachgewiesen würden. Vorerst kann man die Labien-Uncusbildung auch im Sinne der BALTZER'schen oder KOSMINSKY'schen These deuten. Analoges trifft für andere intersexen Organe zu. Wie man also sieht, ist es nur ein Organ (die Keimdrüse), an dem man die Existenz eines Drehpunktes demonstrieren kann.

* * *

Erfolgt die Entwicklung nach dem Drehpunkt mit dem konträren Geschlecht (GOLDSCHMIDT), oder ist sie intermediär (KOSMINSKY)? Die Erfahrungen an der Keimdrüse geben der GOLDSCHMIDT'schen These recht. Da aber kann eingewendet werden: vielleicht können die Keimzellen nicht anders antworten als rein weiblich oder rein männlich. Wie das histologische Bild einer intersexen Keimdrüse aber aussehen müsste, wenn nach dem Drehpunkt intermediäre Entwicklung folgen würde, das ist bei gemischten Keimfächern abzulesen an der Übergangszone von Eimaterial zu Samenmaterial. Voll weiblich determinierte Zellen entwickeln sich normal weiter bis zum fertigen Reifei. Entsprechendes geschieht mit den ausreichend männlich determinierten Keimzellen. Im selben Keimfach reifen beide Sorten voll aus. Dazwischen aber ist eine Zone

von Zellen, die in der Entwicklung stecken bleiben (siehe Abb. 15, 1929). Ich nannte sie Eizysten, da sie insofern noch von der männlichen Phase erfasst werden können, als um sie, wie um die Spermatozysten, eine Zystenhülle gebildet werden kann. Was zur Zeit des Drehpunktes also noch nicht endgültig weiblich determiniert ist, müsste sich etwa so verhalten, wie diese Eizysten es tun. Oder wäre von Anfang an weder eine ausreichende weibliche, noch eine ausreichende männliche Determinierung vorhanden, so müssten die Keimfächer sich mit eben solchem Material füllen, wie es an der Übergangszone vorhanden ist. Vorgreifend sei hier schon gesagt, dass diese Zwischenzone gelegentlich sehr gross ist. Früher oder später erfolgt aber der Umschlag zu rein männlicher Entwicklung.

An der Keimdrüse kann somit gezeigt werden, dass bei Intersexen, entsprechend der Goldschmidt'schen These, die Entwicklung mit dem einen Geschlecht beginnt und nach dem Drehpunkt mit dem konträren Geschlecht zu Ende geführt wird.

Wiederum ist die Frage zu prüfen: gilt das nur für die Keimdrüse, oder gilt es allgemein, also für alle Organe ? Wie es ist, wird für jedes Organ zu prüfen sein. Man wird vermuten, dass an den Organen, welche in beiden Geschlechtern qualitativ verschieden sind, eine Entscheidung am leichtesten gelingen möchte; doch ist es möglich, dass die rein quantitativen oder einsinnigen Organe (vergl. Baltzer) dasselbe oder noch besseres leisten. Interessant wird z. B. der Vergleich der Intersexualitätsgrade quantitativer pupaler Merkmale mit den Intersexualitätsgraden der entsprechenden imaginalen Merkmale ein und desselben Tieres sein. Dieser Vergleich ist möglich; wir brauchen nur die Intersexualitätswerte der Organscheiden der Puppenhülle den Werten der entsprechenden Organe des aus dieser Hülle schlüpfenden Falters gegenüber zu stellen, und haben also zwei Entwicklungsstadien ein und desselben Tieres.

* * *

In den bis jetzt besprochenen Grundphänomenen der Intersexualität stimmen unsere Ergebnisse wenigstens teilweise mit den

GOLDSCHMIDT'schen Vorstellungen überein. Sie tun es nicht in den folgenden, nicht weniger wichtigen Fragen.

Tritt der Drehpunkt gleichzeitig in allen Zellen des Organismus ein? „Dass das im grossen ganzen der Fall ist," schreibt GOLDSCHMIDT (1931*a*, S. 73), „geht ja aus dem gesamten Tatsachenmaterial hervor. Trotzdem wäre zu erwägen, ob nicht gewisse gesetzmässige Verschiebungen des Zeitpunktes innerhalb nicht grosser Grenzen denkbar wären, also etwa derart, dass gerade stark wachsende Organe schneller reagieren als andere. Es ist bis jetzt nicht gelungen, eine solche zusätzliche Gesetzmässigkeit zu finden, obwohl ich den Verdacht nicht loswerden kann, dass es dergleichen gibt." Mit der hier zur Diskussion stehenden Frage kann gleichzeitig noch die andere erledigt werden:

Was kann über die Dauer der Entwicklungsphase ausgesagt werden, in welcher der Umschlag von einer Geschlechtstendenz zur anderen erfolgt? Nach GOLDSCHMIDT handelt es sich um einen kurzen Moment. Es ist wichtig, darüber Vorstellungen zu haben, denn wenn „der Umschlag zwischen den beiden Geschlechtsphasen nicht kurz und scharf, sondern allmählich und gleitend erfolgt, nähert sich die Anschauung des Zeitgesetzes der Annahme einer gleichzeitigen Faktorenwirkung" (BALTZER 1937*a*, S. 15; Zitat im Original gesperrt).

Wie gezeigt wurde, konnte bis jetzt nur an der intersexen Keimdrüse die Existenz des Drehpunktes demonstriert und bewiesen werden. Für alle anderen Organe fehlt ein solcher Beweis; das gilt sowohl für *Solenobia*, als auch für *Lymantria*. Damit ist aber gesagt, dass man vorerst die beiden oben gestellten Fragen nur für die Keimdrüsen beantworten kann. GOLDSCHMIDTS Antworten, die für den ganzen Organismus gelten sollen, können deshalb nur als Arbeitshypothesen betrachtet werden.

Über die Frage nach der Dauer des „Drehpunktes" kann aus der Beschaffenheit der gemischten Keimfächer abgelesen werden, dass der Übergang von einer Geschlechtstendenz zur anderen, in unserem Fall der weiblichen Intersexualität, „nicht kurz und scharf, sondern allmählich und gleitend" (BALTZER) erfolgt. Ein gemischtes Keimfach sieht bei *Solenobia* etwa so aus: auf den Eiröhrenstiel mögen apikalwärts erst einige

normale Eikammern folgen; dann kommen Eikammern mit Störungen in den Lagebeziehungen von Eizelle und Nährzellen (vergl. BEYER); dann kommt Ei- und Nährzellenmaterial, das nicht mehr zu Eikammern geordnet ist, und zwar ist die Menge dieses ungeordneten Materials in der Regel beträchtlich. Dann folgt eine Zone von Zellen, die gelegentlich schwer auf ihr Geschlecht angesprochen werden können. Es mögen ungenügend determinierte und in der Entwicklung stecken gebliebene Eizellen sein, oft von Zystenhüllen umgeben (Eizysten); es mögen nicht ausreichend männlich determinierte Zellen sein. Darauf kann normales Samenzellenmaterial folgen.

Aus diesen Tatsachen folgt, dass wir für die Keimdrüse mit einem gleitenden Übergang von der einen Geschlechtstendenz zur anderen zu rechnen haben. Der „Drehpunkt" ist nicht von kurzer Dauer. Was wirklich beobachtet wird, ist eine längere „Drehphase".

So für die Keimdrüse von *Solenobia*. Aus den Bildern GOLDSCHMIDTS von der Keimdrüse weiblicher Intersexe ist zu entnehmen, dass die Verhältnisse bei *Lymantria* im Prinzip gleich liegen. Für die Drehphase muss BALTZERS These von der gleichzeitigen Wirkung von F und M Gültigkeit haben, und für seine Vorhersagen bietet unser Objekt schöne Beispiele, worauf BALTZER selbst hinwies. Ich verweise auf seine Ausführungen (1937*b*).

Noch weniger stimmen unsere Ergebnisse mit Goldschmidts Vorstellung vom gleichzeitigen Eintreten des Drehpunktes in allen Zellen des Organismus überein. Darauf wies ich bereits früher hin (1929). Meine Ausführungen und Vorstellungen von damals bedürfen aber wesentlicher Korrekturen. Einmal schloss ich unbedenklich von den Verhältnissen der Keimdrüse auf die des ganzen Organismus. Ob man das tun darf, ist mir heute fraglich geworden. Dann war ich der Meinung, dass die Keimdrüse und auch die anderen Organe der intersexen Solenobien unregelmässiger gebaut sind als die der intersexen Lymantrien und dass deshalb zur Erklärung des Mosaiks der Solenobien zusätzliche Hilfshypothesen notwendig seien (vergl. 1929, S. 567-574).

Diese sind heute, soweit sie nur dazu dienen sollten, den unregelmässigen Bau der Solenobien zu erklären, überflüssig; denn einmal ergaben die Messungen Keils (1936), dass die intersexen Solenobien regelmässiger gebaut sind, als man nach blosser Schätzung hätte glauben mögen. Die Störungen in der Korrelation zwischen den einzelnen Organen dürften kaum grösser sein als bei *Lymantria* nach den Angaben Kosminskys. Vor allem aber stimmen die beiden Objekte im Bau der intersexen Keimdrüse in allen wesentlichen Punkten überein. Das ergibt sich aus der letzten Schilderung, die Goldschmidt vom Bau der intersexen Keimdrüse gab (1931 *b*). Bei *Lymantria* sowohl als bei *Solenobia* können in ein und derselben Keimdrüse vorhanden sein: reine oder fast reine Eiröhren, gemischte Fächer in beliebigen Stadien der Umwandlung von der Eiröhre zum Hodenfach, reine oder fast reine Hodenfächer (vergl. Goldschmidts Rekonstruktion einer intersexen Gonade in Abb. 10 A und 10 B, S. 636, 637, und meine Abb. der Arbeit 1929).

Diese Tatsachen sprechen dafür, dass selbst innerhalb eines Organes, in unserem Falle innerhalb der Keimdrüse, die Drehphase zu sehr verschiedener Zeit beginnen kann, und man wird bereit sein, anzunehmen, dass die Phasendifferenzen noch grösser sein könnten, wenn wir verschiedene Organe in Betracht ziehen würden.

Gegen diese Schlussfolgerung kann eingewendet werden, dass die Drehphase in allen Zellen einer Gonade gleichzeitig beginnen könnte, das Keimmaterial der verschiedenen Fächer aber verschieden reaktionsbereit sein könnte. Gegen diese Denkmöglichkeit spricht die Tatsache der Synchronie der Entwicklungsvorgänge in den Fächern einer Gonade, die gerade bei Schmetterlingen besonders ausgeprägt ist. Befinden sich die Spermatozyten, die dem Vas deferens anliegen, in einem Hodenfach z.B. in der zweiten Reifeteilung, so folgen gegen das blinde Ende des Faches in konzentrischen Reihen Zysten mit Samenzellen in der Interphase, der ersten Reifeteilung, der Prophasen usw. (vergl. Abb. 8, S. 550, 1929). Ist das in einem Fach so, so verhalten sich alle anderen Fächer gleich, und zwar gilt das nicht nur für die Hoden der reinen Männchen, es ist in den Hodenfächern der Intersexe genau so. Und Analoges gilt für das Ovar. Somit wäre es rein willkürlich, anzunehmen,

dass die Keimzellen der verschiedenen Keimfächer verschieden reaktionsbereit sind. Und es bleibt zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der Keimfächer einer Gonade nur die Deutung, dass die Drehphase in den verschiedenen Keimfächern zu verschiedener Zeit beginnen kann.

GOLDSCHMIDT vertrat in seinen früheren Arbeiten über die Keimdrüsen weiblicher Intersexe von *Lymantria* die Ansicht, dass das Eimaterial nach dem Drehpunkt phagozytiert wird, die Phagozytose in den verschiedenen Fächern verschieden rasch voranschreitet und deshalb das variable Bild der Keimfächer zu stande komme. Auch in der zusammenfassenden Darstellung „Die sexuellen Zwischenstufen" (1931 *a*) hält er noch an dieser Anschauung fest. In der im gleichen Jahr erschienenen letzten Arbeit über die Umwandlung der Gonaden bei Intersexen (1931 *b*) spricht er allerdings nur noch von einer Phagozytose der jüngeren Oozyten und einer „meist nicht völlig gelingenden Zerstörung der alten Oozyten" (S. 646).

An *Solenobia* haben wir die Frage der Phagozytose sorgfältig und an grossem Material verschiedenen Alters bis zum Imagotier geprüft und nichts derartiges gefunden. Mehr oder minder aufgelöst wird in den verschiedenen Puppenstadien allein das ungeordnete Eimaterial (vergl. BEYER).

Ich glaube somit gezeigt zu haben, dass das Bild der intersexen Keimdrüsen nur verstanden werden kann unter der Annahme eines verschiedenen Beginnes der Drehphase.

c) *Zusammenfassung.*

Wie aus meinen Ausführungen hervorgeht, können an unserem Objekt einige der Grundvorstellungen GOLDSCHMIDTS über das Phänomen der Intersexualität, mit wesentlichen Korrekturen freilich, bestätigt werden. An der Keimdrüse kann gezeigt werden, dass die sexuelle Entwicklung weiblich beginnt und früher oder später in die männliche Richtung umschlägt. Der Übergang von einer Geschlechtstendenz zur anderen erfolgt,

entgegen den Vorstellungen GOLDSCHMIDTS, allmählich und gleitend. Das gilt zweifellos für *Lymantria* ebenso wie für *Solenobia*. Der Beginn der Drehphase kann ferner in den verschiedenen Fächern zu verschiedener Zeit einsetzen. Wiederum dürfte das für *Lymantria* ebenso gelten, wie für *Solenobia*. Für *Solenobia* steht diese Feststellung ausser Frage.

Allein an der Keimdrüse der Intersexen ist eine gestaffelte Wirkung von F und M nachgewiesen; für andere Organe konnte ein solcher Beweis bis jetzt nicht erbracht werden. Es scheint uns deshalb geboten zu sein, in Zukunft auch mit der Möglichkeit zu rechnen, dass andere Organe in anderer Weise auf das Stärkeverhältnis F:M reagieren könnten, wie die Keimdrüsen, resp. die Gonien es tun. Dass eine solche Marschroute von der Deutung, die GOLDSCHMIDT dem sexuellen Mosaik der Intersexe in seinem Zeitgesetz gab, wegführen müsste, liegt auf der Hand. Aus meiner ganzen Darstellung geht hervor, dass ich keineswegs der Meinung bin, dass mit dem Nachweis eines Drehpunktes über die Gültigkeit des Zeitgesetzes schon entschieden ist.

Über die Ergebnisse der Analyse des Mosaiks unserer Intersexe haben meine Mitarbeiter das gesagt, was heute gesagt werden kann (vergl. BEYER und NÜESCH, dieses Heft der Revue).

* * *

Anlässlich einer Demonstration unseres Materials an der Tagung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft hatten wir die Möglichkeit, mit Kollegen BALTZER unsere Befunde durchsprechen zu können. Für die vielen Anregungen, die wir aus dieser Diskussion gewonnen haben, sind wir zu grossem Dank verpflichtet.

LITERATUR.

1937*a*. BALTZER, F. *Analyse des Goldschmidt'schen Zeitgesetzes der Intersexualität auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung der Bonellia- und Lymantria-Intersexe. Zeitlich gestaffelte Wirkung der Geschlechtsfaktoren (Zeitgesetz) oder Faktorengleichzeitigkeit (Gen-Gleichgewicht).* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 136, I, S. 1-43. (Hier die *Bonellia*-Literatur. S. 41 ff.)

1937*b*. —— *Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität.* Revue Suisse de Zool., T. 44, dieses Heft, S. 331-352.

1937. BEYER, R. *Über die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1-Puppen von Solenobia triquetrella.* Ebenda, S. 319-329. 7 Abb.

1931. DU BOIS, A.-M. *Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung des Kopulationsapparates der intersexuellen Weibchen von Lymantria dispar L.* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 124, S. 93-137. 44 Abb.

1927. GOLDSCHMIDT, R. *Physiologische Theorie der Vererbung.* Verlag Springer, Berlin. 247 S., 59 Abb.

1931*a*. —— *Die sexuellen Zwischenstufen.* Verlag Springer, Berlin, 528 S., 214 Abb.

1931*b*. —— *Neue Untersuchungen über die Umwandlung der Gonaden bei intersexuellen Lymantria dispar L.* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 124, Heft 3/4, S. 618-653, 36 Abb.

1935. KEIL, I. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* II. *Die äussere Morphologie der F_1-Puppen.* Revue Suisse de Zool., T. 42, S. 427-436, 6 Abb. (vorläufige Mitteilung).

1936. —— *Dasselbe*, definitive Arbeit. Zeit. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 72, S. 313-360, 23 Abb.

1936. KOSMINSKY, P. *Zum Problem der Intersexualität beim Schwammspinner (Lymantria dispar L.).* Ebenda, Bd. 71, S. 420-428. (Hier die weiteren Arbeiten von KOSMINSKY und seinen Mitarbeitern.)

1932. LAUTENSCHLAGER, F. *Die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse bei der Psychide Solenobia triquetrella.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 56, S. 121-162, 32 Abb.

1937. NÜESCH, H. *Über den Bau der F_1-Imagotiere von Solenobia triquetrella.* Revue Suisse de Zool., T. 44, dieses Heft, S. 309-318, 5 Abb.

1923. SEILER, J. *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden.* IV. *Die Parthenogenese der Psychiden.* Zeitsch. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 31, S. 1-99, 3 Taf., 12 Abb.

1927. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* Biol. Zentralbl., Bd. 47, S. 426-446, 12 Abb.

1929. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* I. *Die Keimdrüse der intersexen F_1-Raupen.* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 119, S. 543-576, 34 Abb.

1935. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* III. *Der Einfluss von Temperaturfaktoren auf das F_1-Resultat der Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Revue Suisse de Zool., T. 42, S. 437-445, 2 Abb.

1936*a*. —— *Neue Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge mit Männchen zweigeschlechtlicher Rassen.* Verh. d. Deutsch. Zool. Gesell. 1936, S. 147-150.

1936*b*. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* IV. *Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexen F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Zeitsch. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 72, S. 361-377, 4 Abb.